

# 野生大豆染色体片段代换系百粒重的选择牵连效应及响应分析

王久镇<sup>1</sup>, 王丹华<sup>1</sup>, 马占洲<sup>1</sup>, 谷月<sup>1</sup>, 曾庆力<sup>1</sup>, 刘春燕<sup>2</sup>, 蒋洪蔚<sup>2</sup>, 陈庆山<sup>1</sup>

(1. 东北农业大学 农学院 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 黑龙江省农垦科研育种中心 黑龙江 哈尔滨 150090)

**摘要:** 利用野生大豆导入系群体和多位点扫描分析方法研究了针对百粒重性状的选择牵连效应, 找到与百粒重性状相关联的位点, 并分析了这些位点在选择条件的响应。随机群体 28.10% 的位点出现偏分离 ( $P < 0.05$ ), 经百粒重选择后等位基因偏分离比例减少, 偏分离程度加大。标记异常偏分离率缩小到 4.13% 和 23.14%, 卡方值变幅缩小至 0~166.67 和 0.01~81.30。对随机群体和选择群体的供体片段导入频率, 在  $P < 0.05$  水平下进行卡方分析, 定位到与百粒重相关的 12 个位点。

**关键词:** 大豆; 染色体片段代换系; 选择牵连效应; 响应分析

中图分类号: S565.1 文献标识码: A DOI: 10.11861/j.issn.1000-9841.2015.06.0950

## Hitchhiking Effect and Responses Analysis about 100-Seed Weight of Wild Soybean Chromosome Segment Substitution Lines

WANG Jiu-zhen<sup>1</sup>, WANG Dan-hua<sup>1</sup>, MA Zhan-zhou<sup>1</sup>, GU Yue<sup>1</sup>, ZENG Qing-li<sup>1</sup>, LIU Chun-yan<sup>2</sup>, JIANG Hong-wei<sup>2</sup>, CHEN Qing-shan<sup>1</sup>

(1. Agronomy College, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. The Crop Research and Breeding Center of Land-Reclamation of Heilongjiang Province, Harbin 150090, China)

**Abstract:** The hitchhiking effects in the advanced wild soybean chromosome segment substitution lines with selection under 100-seed weight conditions were analyzed by scanning multiple molecular loci. The loci are connected with 100-seed weight and their response in selection condition were analyzed. 28.10% of the loci in random population were detected with segregation distortion ( $P < 0.05$ ), after selection in view of 100-seed weight, the segregation distortion of allelic genes was reduced but the degree of segregation distortion increased. The segregation distortion ratio reduced to 4.13% and 23.14%, the variation of chi-square reduced to 0~166.67 and 0.01~81.30. Twelve putative 100-seed weight related loci were obtained using chi-square test ( $P < 0.05$ ) by comparison of the introgressive frequency of alleles between random population and selected population.

**Keywords:** Soybean; Chromosome segment substitution lines; Hitchhiking effect; Responses analysis

当某基因被选择时,其两侧与之紧密连锁的一部分区域被同时选择到的现象叫做选择牵连效应(hitchhiking effect),也称选择搭车效应。当等位基因由于选择而被保留下来,则该群体中此等位基因出现的频率会增加,同时,其它的基因出现频率会下降。这个基因附近区域中,与其连锁关系紧密的序列,会因连锁遗传效应随着该基因一同被保留,这使得群体的遗传背景多样性被降低<sup>[1]</sup>。

分离群体中,某些等位基因分离比例明显偏离孟德尔遗传规律,这种偏分离产生的原因就是选择牵连效应<sup>[2]</sup>。在选择过程中,控制某些性状的基因会因自然选择和人为选择的方式保留下来,这使得群体后代相应基因存在的频率大大提升,远远偏离孟德尔遗传规律。因此,等位基因对选择的响应,

表现为群体特定位点上偏分离位点的增加。

针对 QTL 的偏分离分析和基于选择牵连效应的卡方分析已被广泛应用在小麦<sup>[3]</sup>、水稻<sup>[4-6]</sup>、玉米<sup>[7-9]</sup>、桑树<sup>[10]</sup>、海湾扇贝<sup>[11]</sup>等动植物中。Lukens 等<sup>[12]</sup>通过分析控制胚乳颜色和玉米分枝基因及其临近的序列,发现通过选择这两个基因,使得其临近区域其它基因的多样性显著降低。陈佳慧等<sup>[13]</sup>以小麦 RIL 群体,在 7 条连锁群中发现了偏分离标记,并在 3 条连锁群上发现了 3 个热点区域。王慧兰等<sup>[14]</sup>利用小麦 RIL 群体进行偏分离分析得到 11 个 SDRs,并推测这些偏分离热点区域的形成可能与配子体选择有关。毛彦芝等<sup>[15]</sup>通过基于选择牵连原理的卡方分析检测到 2 个与单株荚数相关的 QTL 位点以及 5 个与单株粒数相关的 QTL 位点。

收稿日期: 2014-12-25

基金项目: 教育部新世纪优秀人才支持计划(NECT-1207-01); 黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD201213); 国家青年科学基金项目(31401465); 黑龙江省博士后基金(LBH-Z12035); 中国博士后基金(2012M520030); 黑龙江省高校长江后备支持计划项目(2014CJHB004)。

第一作者简介: 王久镇(1989-) 男, 硕士, 主要从事作物遗传育种研究。E-mail: wjzwjz1589@163.com。

通讯作者: 蒋洪蔚(1983-) 男, 博士, 高级农艺师, 主要从事大豆生物技术研究。E-mail: j3994102@126.com。

陈庆山(1973-) 男, 教授, 博导, 主要从事大豆生物技术研究。E-mail: qshchen@126.com。

刘峰等<sup>[16]</sup>报道了大豆 RIL 群体的偏分离研究结果,邱鹏程等<sup>[17]</sup>也报道了大豆回交群体中与耐盐和耐旱相关 QTL 位点的偏分离,及对大豆回交群体耐盐和耐旱选择效应。但针对大豆高世代导入系群体中,数量性状特别是产量性状因选择牵连效应导致的偏分离和选择效应鲜有报道。本研究采用大豆高世代导入系 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 世代群体,经百粒重选择后,利用基于选择牵连原理的卡方分析,分析随机群体和选择群体的供体基因导入比例变化以及群体基因型变化,并对百粒重选择后高世代导入系群体的 QTL 选择响应进行讨论。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

野生型大豆 ZYD00006 为供体亲本,黑龙江省主栽品种绥农 14 为受体亲本,经杂交、回交、自交后于 2012 年收获的 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 世代材料为供试材料。

2011 年夏季,对 195 株 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub> 代单株进行取样(新鲜叶片),2011 年秋季进行收获、考种,得到 130 个完全成熟而且百粒重分离较大的单株。次年,将 130 株单株的种子(BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub>)播种于黑龙江省农垦科研育种基地试验田(E126°18', N45°36')成株行。行长 2 m,各行间距 60 cm,单株距离 5 cm,常规田间管理。

### 1.2 数据采集

1.2.1 表型数据获得 2012 年秋季,针对各株行选取完全成熟的 5 个单株进行收获,并收获轮回亲本绥农 14 与供体亲本 ZYD00006 各 10 株。参照《大豆种质资源描述规范和数据标准》<sup>[18]</sup>针对每株单株选取 100 粒饱满且完整的种子,用百分之一天平称重,计算平均值,得到各株行百粒重数据。

1.2.2 试验材料超亲筛选标准 经过对 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 的 130 株行材料和 10 株绥农 14 进行百粒重测定,10 株亲本绥农 14 百粒重平均值为 17.48 g,标准差为 1.84 g,绥农 14 百粒重平均值  $\pm 1$  倍标准差的范围为 15.64 ~ 19.33 g。将 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 的 130 株行的百粒重平均值与 15.64 ~ 19.33 g 范围进行比较,将百粒重大于 19.33 g 的材料定义为超亲大粒材料,小于 15.64 g 的材料定义为超亲小粒材料。

1.2.3 基因型分析 2011 年夏季,对 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub> 世代的 195 株个体单株取样(新鲜叶片),经液氮研磨粉碎后,采用 CTAB 方法<sup>[19]</sup>提取大豆叶片基因组 DNA。利用 SoyMap2 序列信息合成的 1 000 对 SSR 引物,经引物多态性筛选,在大豆 20 条连锁群上选取分布均匀且多态性差异较大的 121 对 SSR 标记,对完全成熟的 130 个 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub> 世代单株进行基因型检测,获得

基因型数据。其中 A 代表与轮回亲本绥农 14 基因型相同的纯合基因型,B 代表与供体亲本 ZYD00006 基因型相同的纯合基因型,AB 代表杂合基因型,C 代表缺失或模糊。

### 1.3 群体偏分离标记比例及供体基因导入频率的计算

对各个群体进行以下分析:计算各位点上,来自双亲的基因型在所有个体中所占比例,以及在所有位点上,各个单株来自双亲的基因型所占比例,与理论值比较并计算各标记在所有个体中的  $\chi^2$  值,存在偏分离的标记  $\chi^2$  值大于  $\chi_{0.05}^2$ <sup>[20]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 利用选择牵连效应分析随机群体

对 BC<sub>3</sub>F<sub>2</sub> 世代的随机群体的基因型,采用 121 对存在差异的 SSR 引物,进行基因型评价。最终获得 130 株完全成熟个体基因型的有效数据。随机群体在 121 个位点分别有 14 224 和 752 个标记与双亲绥农 14 和 ZYD00006 的基因型相同且纯合,有 732 个为杂合带型。

利用 121 个 SSR 标记位点,对随机群体的基因型进行统计,各位点上绥农 14 基因型所占比例范围为 58.46% ~ 100.00%。ZYD00006 的基因型所占比例分布在 0 ~ 41.54%。此外,随机群体中各个单株所有位点上两亲本基因所占比例范围,绥农 14 为 80.99% ~ 99.59%,ZYD00006 为 0.41% ~ 19.01%。

通过统计 121 个标记的等位基因比例并与理论值比较,发现共有 28.10% 的位点表现偏分离( $P < 0.05$ ) (表 1)。在大豆的所有 20 个连锁群中,除了 C2、E 和 I 这 3 个连锁群中未发现偏分离位点外,其它 17 个连锁群均发现偏分离标记。这一结果表明,选择牵连效应存在于本群体的选择过程中。

### 2.2 利用选择牵连效应分析选择群体

对野生大豆全基因组导入系的 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 世代中的大粒群体,利用 121 对有差异的 SSR 标记进行基因型评价,发现 1 802 个位点与绥农 14 基因型相同,70 个位点与 ZYD00006 基因型相同,64 个位点为杂合。通过统计百粒重较大群体中 121 个标记位点的基因型分布,各位点上绥农 14 基因型所占比例为 53.75% ~ 100.00%。ZYD00006 基因型所占比例为 0 ~ 46.25%。群体中每个个体在全部遗传位点上双亲基因组所占的比率,绥农 14 为 85.95% ~ 99.17%,ZYD00006 为 0.83% ~ 14.05%。对 121 个标记的等位基因比例进行统计,发现共有 4.13% 的位点表现偏分离( $P < 0.05$ ),小于随机群体的偏离程度(表 1)。在 B2、F、L、N 和 O 这 5 个连锁群中

发现了偏分离位点。这表明,通过百粒重的选择减少了各位点之间的选择牵连效应。

通过对  $BC_3F_3$  世代的小粒群体,采用 121 对 SSR 标记进行评价,发现与绥农 14 基因型相同的位点 4 516 个,与 ZYD00006 基因型相同的位点 345 个,杂合带型 334 个。经百粒重较小群体中 121 个标记位点的基因型分布的统计,发现各位点上绥农 14 基因型所占比例为 53.75% ~ 100.00%。ZYD00006 的基因型所占比例为 0 ~ 46.25%。此外,群体中各

个个体在 121 个标记位点上,绥农 14 与 ZYD00006 两亲本基因型所占的比率,分别为 80.99% ~ 97.93% 和 2.07% ~ 19.01%。通过统计 121 个标记位点的等位基因比例,发现偏分离的位点 32 个,偏分离位点出现频率为 23.14%,低于随机群体的偏离程度( $P < 0.05$ ) (表 1)。偏分离标记分布在除 B1、B2、C2、D1a、E、H、K 和 O 这 8 个连锁群以外的 12 个连锁群上。这一结果表明,各个标记位点之间的选择牵连效应经过百粒重的选择而降低。

表 1 随机群体、小粒材料和大粒材料中偏分离标记( $P < 0.05$ )

Table 1 Markers showing segregation distortion allele in random population, little seed polulation and large seed population ( $P < 0.05$ )

随机群体 Random population			小粒材料 Little seed material			大粒材料 Large seed material		
引物名称 Primer name	连锁群 Linkage group	卡方 $\chi^2$	引物 Primer name	连锁群 Linkage group	卡方 $\chi^2$	引物 Primer name	连锁群 Linkage group	卡方 $\chi^2$
Satt236	A1	12.03	Satt236	A1	4.92	Satt577	B2	9.60
Sat_319	A2	52.59	Sat_319	A2	11.20	Satt146	F	4.27
Satt332	B1	4.93	Sat_212	A2	4.36	Satt373	L	9.60
Satt484	B1	4.15	Satt565	C1	7.78	Satt152	N	166.67
Satt687	B2	4.53	Satt713	C1	4.36	Satt492	O	4.27
Satt713	C1	12.80	Sat_279	D1b	38.22			
Satt531	D1a	3.91	Sat_227	D1b	15.82			
Satt407	D1a	7.63	Sat_289	D1b	11.20			
Sat_279	D1b	30.49	Satg001	D1b	30.82			
Sat_227	D1b	12.80	Satt135	D2	18.42			
BB475343	D1b	4.93	Satt582	D2	18.42			
Sat_289	D1b	10.34	Satt669	D2	5.77			
Satg001	D1b	16.99	Sat_001	D2	15.82			
Satt135	D2	14.13	Satt672	D2	6.10			
Satt582	D2	10.34	Sat_220	D2	18.42			
Satt669	D2	5.48	Satt146	F	60.17			
Satt146	F	87.90	Satt425	F	11.74			
Satt145	F	4.15	Satt663	F	9.66			
Sat_317	F	4.93	Satt594	G	13.41			
Satt554	F	4.15	Satt504	G	21.22			
AW734137	G	4.53	Satt505	G	7.38			
Satt504	G	4.53	Satt503	G	5.77			
Sat_180	H	4.15	Sat_324	I	9.19			
Satt547	J	14.13	Satt547	J	9.19			
Satt242	K	4.15	Satt373	L	5.77			
Satt544	K	4.15	Satt636	M	7.38			
Satt552	K	4.15	Satt152	N	81.30			
Satt495	L	5.76	Sat_306	N	7.38			
Satt373	L	16.99						
Sat_256	M	4.93						
Satt152	N	595.94						
Satt125	N	7.63						
Sat_145	O	4.93						
Satt633	O	4.93						

2.3 利用导入频率分析各位点供体片段

采用绥农 14 × ZYD00006 中 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 世代群体中的 130 个单株为百粒重性状的鉴定材料,得到大粒的超亲导入系 16 株,获得小粒的超亲导入系 43 株。因为选择的作用,等位基因的导入频率会发生变

化,所以对超亲群体的供体片段导入频率进行分析很重要<sup>[17]</sup>。选择虽然是通过基因型的改变起作用<sup>[21]</sup>,但选择的压力对供体导入频率的提高或降低也起到重要的影响。

表 2 大粒、小粒群体的供体片段导入频率及其各位点偏离

Table 2 Frequency of donor fragment and deviation loci for large seed population and little seed population

群体 Population	数量 Number	平均值 Mean ± SD		变化幅度 Range	
		频率 Frequency	卡方 $\chi^2$	频率 Frequency	卡方 $\chi^2$
随机群体 Random population	130	0.07 ± 0.07	8.93 ± 54.49	0.03 ~ 0.58	0 ~ 595.9
大粒选择群体 Large seedselected groups	16	0.05 ± 0.10	1.84 ± 15.10	0 ~ 0.88	0 ~ 166.67
小粒选择群体 Little seedselected groups	43	0.10 ± 0.08	4.34 ± 10.64	0 ~ 0.41	0.01 ~ 81.30

卡方为偏离位点的显著性检测卡方值,自由度为 1。

$\chi^2$  value was the significance detection of the chi square value for segregation distortion loci with one degree of freedom.

2.4 卡方分析

利用卡方检测对各群体中各位点供体片段导入频率进行近似检测,检测的阈值为  $P < 0.05$  (表 3)。结果,在随机群体中 Sat\_212、Satt565、Sat\_001、Sat\_001、Satt672、Sat\_220、Satt425、Satt594、Satt504、Satt505 和 Satt636 这 11 个位点中,供体片段导入频率与理论值无差异; Satg001 和 Satt152 两位点上供

体片段的导入频率较理论值高,两位点卡方值分别为 16.99 和 595.94。经百粒重选择后, Sat\_212、Satt565、Satg001、Sat\_001、Satt672、Sat\_220、Satt425、Satt594、Satt504、Satt505 和 Satt636 这 11 个位点的供体片段的导入频率显著增大,因此可认为这些位点与减少大豆百粒重密切相关,同理, Satt152 是与提高大豆百粒重密切相关的位点。

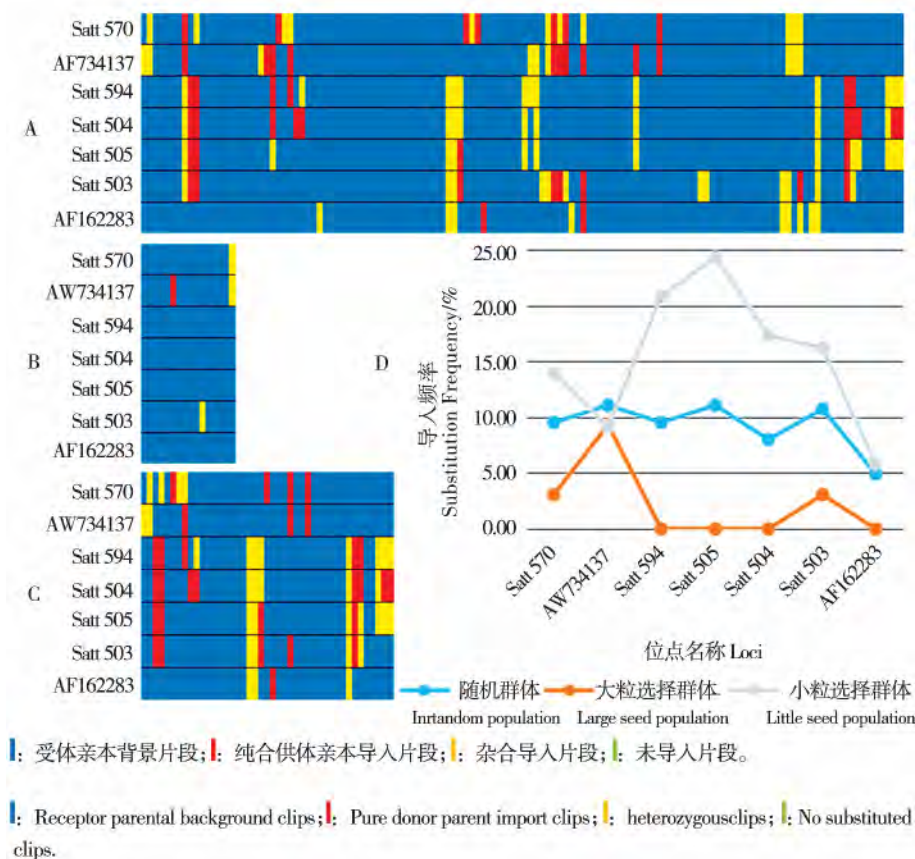
表 3 与百粒重相关位点的卡方检测

Table 3 The chi-square test of 100-seed weight loci

群体 Population	QTL		随机群体/理论值 Random/Theory		选择群体/理论值 Selected/Theory		选择群体/随机群体 Selected/Random
	引物 Primer	连锁群 Group	频率 Frequency	卡方 $\chi^2$	频率 Frequency	卡方 $\chi^2$	卡方 $\chi^2$
大粒材料	Satt152	N	0.58	595.94	0.88	166.67	4.42
Little seed material	Sat_212	A2	0.06	0	0.15	4.36	5.30
	Satt565	C1	0.08	0.27	0.18	7.78	4.67
	Satg001	D1b	0.15	16.99	0.28	30.82	4.26
	Sat_001	D2	0.08	0.46	0.22	15.82	9.57
小粒材料	Satt672	D2	0.07	0	0.17	6.10	5.39
Large seed material	Sat_220	D2	0.08	0.74	0.23	18.42	10.32
	Satt425	F	0.09	1.14	0.20	11.74	5.31
	Satt594	G	0.10	1.97	0.21	13.41	5.10
	Satt504	G	0.11	4.53	0.24	21.22	6.36
	Satt505	G	0.08	0.46	0.17	7.38	3.90
	Satt636	M	0.07	0.10	0.17	7.38	5.11
	Satt152	N	0.58	595.94	0.41	81.30	4.88

以 G 连锁群为例,在随机群体中除位点 AF162283 导入频率为 5.00%,其它 6 个位点导入频率均在 10.00% 上下小幅度变化。经过百粒重选

择后, Satt594、Satt504 和 Satt505 这 3 个位点的导入频率在小粒群体中显著提高,在大粒群体中降低。因此这 3 个位点与减小大豆百粒重相关(图 1)。



A: 随机群体; B: 大粒选择群体; C: 小粒选择群体; D: 随机群体、大粒选择群体和小粒群体中 G 连锁群各位点导入频率。

A: Random population; B: Large seed population; C: Little seed population; D: The substitution frequency of sites on G linkage in random population, large seed population and little seed population.

图 1 随机群体、大粒选择群体和小粒选择群体中 G 连锁群各位点导入情况

Fig. 1 The substitution of sites on G linkage in random population, large seed population and little seed population

## 2.5 各位点对选择牵连效应的响应

经统计,随机群体中有偏分离的标记占总标记数量的 28.10%。经过对百粒重大小的定向选择,标记的偏分离比率分别缩小到 4.13% 和 23.14%,偏分离位点所在连锁群从 17 条连锁群分别缩小为 5 条和 8 条连锁群。

经百粒重选择后,小粒选择群体比随机群体少检测到 B1、B2、D1a、H、K 和 O 这 6 条含有偏分离位点的连锁群,减少了 19 个偏分离位点; D1b、G、L、M 和 N 这 5 个连锁群上减少了 1 个偏分离标记; F 连锁群上减少了 3 个偏分离位点。同时,百粒重较小的选择群体与随机群体相比较在 A2、C1、M 和 N 这 4 个连锁群上均增加了 1 个偏分离位点, F 连锁群上增加了 2 个偏分离位点, D2 和 G2 个连锁群上增加了 3 个偏分离位点。

与随机群体相比较,在大粒选择群体中含有偏分离位点的连锁群减少了 11 条,偏分离位点减少了

31 个; A1、A2、B2、C1、H、J、L、M、N 和 O 这 10 个连锁群上减少了 1 个偏分离标记; B1、D1a、G 和 O 这 4 条连锁群上减少了 2 个偏分离位点; D2、F 和 K 这 3 条连锁群上减少了 3 个偏分离位点; 在 D1b 连锁群上减少了 5 个偏分离位点。同时,百粒重较大的选择群体与随机群体相比较在 B2 和 O 这 2 条连锁群上均增加了 1 个偏分离位点。

## 3 结论与讨论

通过比较随机群体与选择群体的偏分离位点,能够得到 3 种响应位点: 第一种位点是经过定向选择后增加的偏分离位点,经百粒重选择后,相对随机群体多检测到包含 1 个偏分离位点的 I 连锁群,而且 A2、B2、C1、D2、F、G、M、N 和 O 连锁群上增加了 14 个偏分离位点,这可能是含有供体亲本片段的后代经百粒重选择后产生的超亲现象。第二种是经选择后减少的偏分离位点,百粒重选择群体 B2、

D1b、F、G、L、M、N 和 O 连锁群上的偏分离位点减少 10 个,出现这一现象可能与改变百粒重无关的或与有关基因连锁不紧密的位点导入频率通过定向选择下降有关。第三种位点是选择后没有变化的偏分离位点,选择群体 A1、A2 和 J 连锁群上的 3 个偏分离位点没有因为群体的选择增减。这种情况可能是因群体结构特殊性所产生:可能该位点所控制的性状与群体某共有性状相关,所以在随机群体与百粒重选择群体中,该位点均出现偏分离;也可能是该位点的供体片段能够与其它片段产生互作效应进而改变百粒重。另外值得注意的是百粒重选择群体在 B1、C2、D1a、E、H 和 K 这 6 条连锁群没有检测到偏分离位点。

群体的构建方式、群体选择压力和被选择位点附近片段的重组率都是影响选择牵连效应大小的主要因素<sup>[22]</sup>。目前一些研究表明:因为基因的牵连效应,某个基因因为选择而被保留,进而使其产生偏分离<sup>[23]</sup>。本试验中随机群体的出现异常偏分离标记的比率为 28.10%,虽然经过针对百粒重的定向选择,出现偏分离的标记比率缩小到 4.13% 和 23.14%,但经过百粒重选择后,偏分离位点的供体片段导入率和卡方值有了较大的提高。本试验材料为栽培大豆绥农 14 与野生大豆 ZYD00006 构建的导入系材料,双亲的性状差异极大,因此在其后代群体中各种性状分离也较多,所以在随机群体中,有较多的位点出现偏分离现象,但经过定向选择,一些与目标性状无关的但与群体中其他表现突出的性状相关联的位点偏分离现象消失,因此经过百粒重的选择,标记异常偏分离率有所降低。本试验材料作为 BC<sub>3</sub>F<sub>3</sub> 的高世代导入系材料,其每个植株导入片段相对更少、更短,在一定程度上能够打破牵连效应。且本试验随机群体与选择群体来自同一世代,随机群体数量较选择群体更大。

某位点在随机群体以及选择群体中的导入频率,与该群体中位点导入频率理论值的卡方检测只能简单地说明位点在随机群体以及选择群体中的偏离程度。如果要确定与某性状紧密关联的 QTL 位点,只有分析经过该性状选择的群体与随机群体中供体片段所占比例的卡方值<sup>[17]</sup>。卡方分析就是基于以上原理,能够定位回交群体中与性状关联的 QTL 位点的有效方法,同时也能分析回交群体中相关位点的导入情况。

在前人的相关报道中,随机群体的偏分离频率有些可以达到 65.20%<sup>[9]</sup>、73.33%<sup>[24]</sup>,但是随着选取的随机群体数量的增大以及进行检验的标记数量的增加,随机群体的偏分离频率也会降低<sup>[25-28]</sup>。本试验随机群体中标记偏分离率为 28.10%,这一结果可能与本试验随机群体数量较大、鉴定标记数量较多有关。本试验所选用 130 个株行的随机群体

和 121 对引物,群体数量与引物数量较大。但同时,由于相比随机群体,选择群体数量较小,所以出现选择群体位点偏分离率的降低。

本试验中 Satt152 在大粒群体与小粒群体中同时被定位到,这可能与本试验材料在该位点导入频率过高有关。在 130 株随机群体中,此位点导入频率较高,经过选择后,在选择群体中该位点导入频率变化显著(表 3)。在大粒选择群体中,该位点导入频率显著升高;在小粒选择群体中,该位点导入频率显著降低。因此,此位点可能与提高大豆百粒重相关。

本试验中所定位到的标记 Satt425<sup>[27]</sup>、Satt565<sup>[28]</sup>、Satt636<sup>[29]</sup> 与前人报道相符,Satg001、Sat\_001、Sat\_220 和 Satt504 这 4 个位点与陈庆山等<sup>[30]</sup>报道的百粒重位点相同。由此,利用基于选择牵连原理的卡方分析定位 QTL 位点是一种简单有效的定位方法。

利用基于选择牵连效应的卡方分析分别对随机群体、百粒重选择群体等位基因导入频率和群体基因型变化进行分析。高世代导入系材料经百粒重选择后等位基因偏分离数量减少,但偏分离程度加大;对随机群体和百粒重选择群体供体片段导入频率进行卡方分析,定位到可能影响百粒重的 12 个位点;选择牵连效应分析不仅可以成为作物 QTL 位点定位的理论基础,同时也可以辅助高世代导入系的构建。

## 参考文献

- [1] 游光霞,张学勇. 基于选择牵连效应的标记/性状关联分析方法简介[J]. 遗传, 2007, 29(7): 881-888. (You G X, Zhang X Y. Identification of important genes by marker-trait association analysis based on hitchhiking mapping[J]. Hereditas, 2007, 29(7): 881-888.)
- [2] Lyttle T W. Segregation distorters[J]. Annual Review Genetics, 1991, 25: 511-557.
- [3] 安梅,杨德龙,栗孟飞,等. 小麦 RIL 群体第一部分同源群染色体遗传多样性与偏分离分析[J]. 华北农学报, 2012, 27(4): 73-79. (An M, Yang D L, Li M F, et al. Segregation distortion and genetic diversity in homoeologous group 1 of wheat RIL population[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2012, 27(4): 73-79.)
- [4] 彭勇,梁永书,王世全,等. 水稻 SSR 标记在 RI 群体的偏分离分析[J]. 分子植物育种, 2006, 4(6): 786-790. (Peng Y, Liang Y S, Wang S Q, et al. Analysis of segregation distortion of SSR markers in the RI population of rice[J]. Molecular Plant Breeding, 2006, 4(6): 786-790.)
- [5] 陈庆全,张玉山. 籼型水稻 SSR 标记遗传连锁图谱的构建及偏分离分析[J]. 分子植物育种, 2009, 7(4): 685-689. (Chen Q Q, Zhang Y S. Distorted segregation and construction of molecular linkage map of SSR markers in indica rice[J]. Molecular Plant Breeding, 2009, 7(4): 685-689.)
- [6] 张向阳,张红宇,徐培洲,等. 水稻 SSR 及 Indel 分子标记在籼粳交 F<sub>2</sub> 群体的偏分离分析[J]. 中国稻米, 2014, 20(5):

- 13-17. ( Zhang X Y, Zhang H Y, Xu P Z, et al. Distorted segregation of SSR and Indel makers in the  $F_2$  population by *Indica* cross *Japonica* [J]. *China Rice*, 2014, 20(5): 13-17. )
- [7] 严建兵, 汤华, 黄益勤, 等. 玉米  $F_2$  群体分子标记偏分离的遗传分析[J]. *遗传学报*, 2003, 30(10): 913-918. ( Yan J B, Tang H, Huang Y Q, et al. Genetic analysis of segregation distortion of molecular markers in maize  $F_2$  population [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2003, 30(10): 913-918. )
- [8] Zhang F, Wan X Q, Pan G T. Genetic analysis of segregation distortion of molecular markers in maize  $F_2$  population [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 132(19): 1391-1396.
- [9] 陈志伟, 张文龙, 杨文鹏, 等. 玉米双交  $F_1$  群体中 SSR 遗传标记位点的遗传分离分析[J]. *种子*, 2008, 27(5): 20-25. ( Chen Z W, Zhang W L, Yang W P, et al. Segregation of genotypes at SSR loci among double 2 cross  $F_1$  population in maize [J]. *Seed*, 2008, 27(5): 20-25. )
- [10] 帅琴, 罗义维, 卢承琼, 等. 桑树 SV 分子标记的开发及在  $F_1$  群体的偏分离分析[J]. *蚕业科学*, 2014, 40(3): 374-381. ( Shuai Q, Luo Y W, Lu C Q, et al. The development of structure variation marker in mulberry and the segregation distortion analysis in  $F_1$  population [J]. *Science of Sericulture*, 2014, 40(3): 374-381. )
- [11] 王宇, 李莉, 张守都, 等. 海湾扇贝杂交、近交和自交家系的微卫星标记偏分离分析[J]. *海洋科学*, 2012, 36(8): 109-115. ( Wang Y, Li L, Zhang S D, et al. Distorted segregation of microsatellite markers in hybridization, inbreeding, and inbred lines of bay scallops [J]. *Marine Sciences*, 2012, 36(8): 109-115. )
- [12] Lukens L, Doebley J. Molecular evolution of the teosinte branched gene among maize and related grasses [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2001, 18: 627-638.
- [13] 陈佳慧, 兰进好, 王晖, 等. 小麦 RIL 群体 SSR 分子标记偏分离的遗传分析[J]. *麦类作物学报*, 2011, 31(3): 407-410. ( Chen J H, Lan J H, Wang H, et al. Genetic analysis on segregation distortion of molecular markers in wheat RIL population [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, 31(3): 407-410. )
- [14] 王慧兰, 刘红侠, 王娜, 等. SNP 和 SSR 标记在小麦 Heyne  $\times$  Lakin 重组自交系群体中的偏分离分析[J]. *麦类作物学报*, 2014, 34(9): 1205-1209. ( Wang H L, Liu H X, Wang N, et al. Genetic analysis of segregation distortion of SNP and SSR markers in wheat RIL population from the cross Heyne  $\times$  Lakin [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2014, 34(9): 1205-1209. )
- [15] 毛彦芝, 蒋洪蔚, 刘春燕, 等. 用高世代回交群体定位大豆英粒性状的 QTL 及上位性分析[J]. *大豆科学*, 2014, 33(4): 467-472. ( Mao Y Z, Jiang H W, Liu C Y, et al. QTL mapping and epistasis analysis of pods per plant and seeds per plant with an advanced backcross population [J]. *Soybean Science*, 2014, 33(4): 467-472. )
- [16] 刘峰, 吴晓雷, 陈受宜. 大豆分子标记在 RIL 群体中的偏分离分析[J]. *遗传学报*, 2000, 27(10): 883-887. ( Liu F, Wu X L, Chen S Y. Analysis of segregation distortion of molecular markers in the RIL population of soybean [J]. *Acta Genetica Sinica*, 2000, 27(10): 883-887. )
- [17] 邱鹏程, 张闻博, 刘春燕, 等. 大豆回交群体耐旱耐盐的选择牵连效应及响应分析[J]. *中国油料作物学报*, 2011, 33(5): 444-450. ( Qiu P C, Zhang W B, Liu C Y, et al. Hitchhiking effect and responses analysis about drought tolerance and salt tolerance of the backcrossing introgression lines in soybean [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2011, 33(5): 444-450. )
- [18] 邱丽娟. 大豆种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006. ( Qiu L J. Descriptors and data standard for soybean (*Glycine max* L. Merr.) [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2006. )
- [19] Doyle J J. Isolation of plant DNA from fresh tissue [J]. *Focus*, 1990, 12: 13-15.
- [20] 王永军, 吴晓雷, 喻德跃, 等. 重组自交系群体的检测调整方法及其在大豆 NJRIKY 群体的应用[J]. *作物学报*, 2004, 30(5): 413-418. ( Wang Y J, Wu X L, Yu D Y, et al. Method of evaluation and adjustment of recombinant inbred line population and its application to the soybean ril population NJRIKY [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(5): 413-418. )
- [21] Jannink J, Walsh J B. Association mapping in plants [C]. 2005: 59-68.
- [22] 张学勇, 董依平, 游光, 等. 选择牵连效应分析: 发掘重要基因的新思路[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(8): 1526-1535. ( Zhang X Y, Tong Y P, You G, et al. Hitchhiking effect mapping: A new approach for discovering agronomic important genes [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(8): 1526-1535. )
- [23] 彭勇, 梁永书, 王世全, 等. 水稻 SSR 标记在 RI 群体的偏分离分析[J]. *分子植物育种*, 2006, 4(6): 786-790. ( Peng Y, Liang Y S, Wang S Q, et al. Analysis of segregation distortion of SSR markers in the RI population of rice [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2006, 4(6): 786-790. )
- [24] 汪骞, 和江明, 林良斌, 等. 大白菜回交导入系群体构建及其遗传分析[J]. *园艺学报*, 2009, 36(9): 1305-1310. ( Wang Q, He J M, Lin L B, et al. The development of backcross introgression lines (BILs) and genetic analysis for brassica campestris [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2009, 36(9): 1305-1310. )
- [25] 张德水, 陈受宜, 惠东威, 等. 栽培大豆与半野生大豆杂种  $F_2$  群体中 RFLP 标记的偏分离及其形成原因的分析[J]. *遗传学报*, 1997, 24(4): 362-367. ( Zhang D S, Chen S Y, Hui D W, et al. Analysis the reason of segregation distortion of RFLP markers in the  $F_2$  population crossed by cultivated soybean and semi-wild soybean [J]. *Acta Genetica Sinica*, 1997, 24(4): 362-367. )
- [26] Xu Y, Zhu L, Xiao J, et al. Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in  $F_2$  backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1997, 253: 535-545.
- [27] 王晓武, 姜平, 何杭军, 等. 利用芥蓝  $\times$  青花菜 DH 群体构建 AFLP 连锁图谱[J]. *园艺学报*, 2005, 32(1): 30-34. ( Wang X W, Lou P, He H J, et al. Construction of an aflp-based genetic linkage map using a doubled-haploid (DH) population derived from a cross between Chinese Kala and Broccoli [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, 32(1): 30-34. )
- [28] Li W, Lin Z X, Zhang X L. A novel segregation distortion in intraspecific population of Asian cotton (*Gossypium arboreum* L.) detected by molecular markers [J]. *Journal of Genetics and Genomics*, 2007, 34(7): 634-640.
- [29] 曾庆力, 蒋洪蔚, 刘春燕, 等. 利用高世代回交群体对大豆小粒性状的基因型分析及 QTL 定位[J]. *中国油料作物学报*, 2012, 34(5): 473-477. ( Zeng Q L, Jiang H W, Liu C Y, et al. Genotype analysis and QTL mapping small seed size soybean with advanced backcross population [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2012, 34(5): 473-477. )
- [30] 陈庆山, 蒋洪蔚, 孙殿军, 等. 利用野生大豆染色体片段代换系定位百粒重 QTL [J]. *大豆科学*, 2014, 33(2): 154-160. ( Chen Q S, Jiang H W, Sun D J, et al. QTL mapping for 100-seed weight using wild soybean chromosome segment substitution lines [J]. *Soybean Science*, 2014, 33(2): 154-160. )